

海南铜鼓岭鸭脚木种群动态特征研究¹吴律欣¹ 杨小波^{2*} 李东海² 吕安琪¹

(1. 海南大学 生命科学与药学院, 海口 570228; 2. 海南大学 生态与环境学院, 海口 570228)

摘要: 鸭脚木 (*Schefflera octophylla*) 是海南文昌铜鼓岭国家级自然保护区滨海森林的优势种, 也是海南其它地区热带森林常见伴生种。为了深入了解该区滨海森林内鸭脚木种群的生存现状、更新机制以及未来发展的动态变化特点, 该研究通过对海南热带滨海森林 2.56 hm² 样地中鸭脚木种群的调查, 以径级结构代替年龄结构, 编制鸭脚木种群静态生命表, 并结合种群动态量化指数、生存函数、时间序列预测模型等方法定量分析鸭脚木种群结构和数量动态变化。结果显示: (1) 研究区域内记录鸭脚木数量 2814 株, 按照径级大小共划分为 12 个龄级, 龄级结构呈倒 J 字型, 属于趋向稳定型种群。(2) 该区鸭脚木的存活曲线趋于 Deevey-II 型, 种群各径级的死亡率相接近。(3) 鸭脚木种群的量化指数显示: $V_{pi}=0.30.685>0$, $V_{pi}'=0.236>0$, 说明该种群现处增长阶段并且相对稳定。(4) 据时间序列模型预测: 鸭脚木种群在未来 3、6、9 年内各龄级的种群个体数量整体呈现增加的趋势。经本次调查分析表明, 该区生境有利于鸭脚木种群的生长且该种群形成了良好的生存策略, 其幼龄个体较多且后备资源丰富, 能够较好地补充各龄级个体自然死亡造成的损失, 对森林的天然更新起到一定促进作用。

关键词: 种群结构, 静态生命表, 生存分析, 时间序列预测

Population structure and dynamics of *Schefflera octophylla* in Tongguling, Hainan Province

WU Lüxin¹, YANG Xiaobo^{2*}, LI Donghai², LÜ Anqi¹

(1. School of Life and Pharmaceutical Sciences, Hainan University, Haikou 570228, China; 2. School of Ecology and Environment, Hainan University, Haikou 570228, China).

Abstract: *Schefflera octophylla* is the dominant species of coastal forest in Tongguling National Nature Reserve in Wenchang, Hainan, and is also a common companion species of tropical forests in other areas of Hainan. Based on the field investigation of 2.56 hm² sample plot, this study analyzed the population dynamic characteristic changes of *Schefflera octophylla*. the age class was divided according to the diameter class method and the static life table, the dynamic index, survival function and time series analysis of the population was compiled to quantitatively analyze the population dynamic changes in order to reveal the survival status, renewal mechanism and dynamic change characteristics of the population of *Schefflera octophylla* in the coastal forest in this region. The results showed that: (1) The total number of *Schefflera octophylla* population in the coastal forest in the study area was 2814, which was divided into 12 age classes according to the diameter class. The age class structure was inverted J-shaped, belonging to the stable population. (2) The survival curve of *Schefflera octophylla* in this area tends to Deevey-II type, and the mortality rate of each diameter class of the population is close to that of *Schefflera octophylla*. (3) The quantitative index of the *Schefflera octophylla* population shows that $V_{pi}=0.30.685>0$, $V_{pi}'=0.236>0$, which indicates that the population is in the growth stage and relatively stable, and

收稿日期: 2020-01-16

基金项目: 国家自然科学基金 (31760170) [Support by the National Natural Science Foundation of China (31760170)].

作者简介: 吴律欣 (1995-), 女, 海南海口市人, 硕士研究生, 主要从事植物生态学研究。(E-mail): 244753057@qq.com。

*通信作者: 杨小波, 博士, 教授, 主要从事植物生态学相关领域科研及教学工作。(E-mail): yanfengxb@163.com。

the number of young individuals in the population is large, which can better supplement the losses caused by natural death of individuals of all ages and form a good survival strategy. (4) According to the time series model, it is predicted that the number of individuals in each age group will increase in the next 3, 6 and 9 years. The results show that the habitat in this area is favorable for the growth of *Shefflera octophylla* with more young trees, abundant reserve resources and good regeneration state, which is conducive to the natural regeneration of the forest. a good survival strategy is formed, which plays a certain role in promoting the natural renewal of forest, and is of great significance in the construction and stability of coastal forest community.

Key words: population structure, static life table, survival analysis, time series prediction

植物种群生态学是生态学重要的基本组成, 植物种群结构对群落结构及发展趋势有着重要影响。种群生态学的核心问题之一是种群动态, 主要指研究种群个体数量动态和分布的变化规律(江波等, 2018)。而种群年龄结构、存活曲线和生命表是研究植物种群数量动态变化的核心内容(Li et al., 2015; 姜在民等, 2018)。通过分析种群的年龄结构、静态生命表及生存曲线等, 不仅能厘清种群个体数量现状, 还能预测种群对群落变化产生的影响及对环境的适应性与稳定性。因此, 深入研究种群的数量动态信息, 有利于分析种群的生态特性、更新机制, 对揭示种群发展与演替规律等具有重要意义。

鸭脚木(*Schefflera octophylla*), 别名鹅掌柴, 为五加科(*Araliaceae*) 鹅掌柴属(*Schefflera*) 植物, 为常绿乔木或灌木, 既有观赏价值也有药用价值。广布于台湾、福建、西藏、广西、云南、浙江、广东和海南等地, 且越南、日本和印度均有分布。鸭脚木为热带及亚热带地区常绿阔叶林常见植物, 或为优势种(梁远楠等, 2009), 生于海拔 100-2100 米。在海南分布较为广泛, 从沿海地区的森林到中部五指山山顶矮林均有分布(杨小波, 1991, 1994, 1995)。在海南文昌沿海地区铜鼓岭国家级自然保护区的热带滨海森林(常绿季雨矮林)中, 鸭脚木为重要值位于首位的主要优势种(钟义等, 1991; 车秀芬等, 2006; 周威, 2013)。种群是群落的基本组成单位, 种群结构不仅能对群落结构产生直接影响, 还能客观反映群落的发展、演变趋势(汪殷华等, 2011)。优势物种在森林群落中, 对群落结构的稳定性起着不可替代的作用, 通过研究群落优势物种种群结构动态, 可为揭示种群更新及群落演替机制提供理论支撑。现阶段, 越来越多研究学者通过对优势物种的研究来揭示群落结构特征, 例如, 龙成等(2013)通过对热带常绿阔叶林内优势种种群结构动态和种间关联分析研究, 以揭示该群落的主要植物组成及生态规律; 刘贵峰等(2014)探讨大青沟自然保护区内不同群落类型的优势种种群结构动态特征, 并为沙地沟壑植物生态系统的研究提供了理论依据; 戴文坛等(2017)对青嶂山亚热带常绿阔叶林内群落物种多样性和不同优势种种群结构特征进行分析, 探讨群落稳定性与演替进程; 吴邦利等(2018)对梓叶槭种群结构及其数量动态规律的分析研究, 并为退化的喀斯特森林生态系统恢复重建的提供了理论依据; 陈青等(2019)在对鼎湖山亚热带常绿阔叶林群落中的优势种荷木种群种群动态研究中, 结合径级和生境来分析荷木种群的死亡分布特征, 并探讨该群落的构建机制; 王进等(2019)结合常绿落叶阔叶混交林内优势种翅柃的种群结构特征和种间联结进行研究, 阐明了该种群的生存现状和未来发展趋势。

因此, 研究优势种种群结构动态特征, 有利于深入了解和掌握我国森林群落更新和演替进程、群落构建和恢复机制、以及生态系统的变化规律等。尽管近年来, 针对植物优势种开展种群结构动态的研究案例日渐丰富, 但对热带滨海森林优势种的相关生态学研究大多集中在植物群落资源分布、物种多样性、种间联结等方面(王牌等, 2018; 张艺帆等, 2019), 而对鸭脚木种群动态特征的研究鲜有报道。在沿海的自然森林群落中, 鸭脚木种群的发展动态及趋势规律等问题还需进一步揭示。因此, 该文以鸭脚木种群为对象, 拟在样地调查的基础上, 结合径级法、静态生命表、生存函数、动态量化指标及时间序列模型等分析方法, 定量分析该种群各龄级的生存现状、种群的结构特征以及未来发展走势, 这有利于了解该种群所处的演替阶段和在热带滨海森林群落中的作用与地位, 为这一类型的植被研究和资源保护提供基本资料。

1. 研究区概况

铜鼓岭国家级自然保护区位于海南省东北部的文昌市内(110°58'30"—111°03'00"E, 19°36'54"—19°41'21"N), 东临南海, 西接大陆, 总面积约为 44 km², 其中海域面积为 30.67 km², 陆地面

积 13.33 km²。铜鼓岭是海南岛东北部的最高峰，海拔约 338.2 m。铜鼓岭地区的地质以花岗石为主。铜鼓岭属热带海洋性岛屿季风气候区，年均气温 23.9 °C，年均降雨量为 1 721.6 mm，全年日照时长为 2 137 h。全年无霜冻，四季常青。土壤为砖红壤，迎海面土壤较湿润，背海面土壤含水量低且岩石裸露面积较大。铜鼓岭自然保护区内森林资源丰富。从丘陵至沿海依次分布有滨海森林以及局部人工林、山麓灌木林、滨海沙生植被、半红树林、红树林。其中顶级植被类型为热带滨海森林（杨小波，1991；龙成等，2013）。

2. 研究方法

2.1 野外调查方法

2011 年在铜鼓岭保护区内设置 160 m×160 m 的固定大样地，并划分 64 个 20 m×20 m 的方形样方，该文于 2018 年对样地进行复查，结合文昌铜鼓岭保护区热带滨海森林一类森林资源相关数据，进行了野外样地调查，调查总面积为 2.56 hm²。通过对样方内植株的实地调查，分别记录树木的树种、树高、株树、冠幅、胸径、坐标、海拔、地貌、坡度、坡向等环境因子及其他相关信息。且在复查的基础上选取出群落势种群鸭脚木进行种群动态研究，并统计鸭脚木数量及生长情况。

2.2 数据分析

2.2.1 径级划分

为了保护森林资源，本研究利用径级法代替取木芯的方法，对调查的植株胸径(Diameter at Breast Height, DBH)由小到大进行分级，该文将 DBH≤3 cm 个体均归到第 I 龄级，每径级间距为 3 cm，总共划分 12 个龄级：第 I 龄级为 1<DBH≤6 cm；第 II 龄级为 6<DBH≤9 cm，第 III 龄级为 9<DBH≤12 cm，第 IV 龄级为 12<DBH≤15 cm，第 V 龄级为 15<DBH≤18 cm，第 VI 龄级为 18<DBH≤21 cm，第 VII 龄级为 21<DBH≤24 cm，第 VIII 龄级为 24<DBH≤27 cm，第 IX 龄级为 27<DBH≤30 cm，第 X 龄级为 30<DBH≤33 cm，第 XI 龄级为 33<DBH≤36 cm，36 cm 以上则为第 XII 龄级；根据该划分标准，统计各龄级株数，对鸭脚木种群数量和结构动态进行统计分析，并绘制该种群年龄结构图，进而分析铜鼓岭保护区滨海森林内鸭脚木种群动态变化。

2.2.2 种群动态量化分析方法

为克服龄级划分的缺点与不足，且更客观准确地分析，该文参照陈晓德(1998)文献法，结合函数曲线及量化指数等对植物种群结构进行分析。具体公式分别如下：

$$V_n = \frac{S_n - S_{n+1}}{\max(S_n, S_{n+1})} \times 100\% \quad (1)$$

$$V_{pi} = \frac{1}{\sum_{n=1}^{k-1} S_n} \sum_{n=1}^{k-1} (S_n V_n) \quad (2)$$

$$V'_{pi} = \frac{\sum_{n=1}^{k-1} (S_n V_n)}{\min(S_1, S_2, S_3, \dots, S_k)} \quad (3)$$

$$P_{极大} = \frac{1}{k \min(S_1, S_2, S_3, \dots, S_k)} \quad (4)$$

式中： n 代表龄级； S_n 代表第 n 龄级的种群个体数； k 代表种群年龄级数量； V_n 代表种群个体数的量化动态指数； V_{pi} 代表种群量化动态指数； V'_{pi} 代表修正动态指数。

2.2.3 种群静态生命表编制及存活曲线的绘制

静态生命表是一种通过反映种群现状及年龄结构特征来判定种群更新与发展趋势以及稳定性的有效工具。该文则依据各径级株数等基础数据编制静态生命表。其中所含的参数有： X ：径级的大小代替龄级； N_x ：各级存活的个体数； L_x ： $L_x = (N_x + N_{x+1})/2$ ； $\lg L_x$ ： L_x 取以 10 为底的对数； D_x ： $D_x = N_x - N_{x+1}$ ； Q_x ： $Q_x = D_x / N_x$ ； T_x ： $T_x = \sum L_x$ ； E_x ： $E_x = T_x / N_x$ ； K_x ： $K_x = \ln L_x - \ln L_{x+1}$ 。利用 GraphPad Prism 5 软件绘制鸭脚木种群相应的生存曲线，再依据 Deevey (1947) 划分的 3 个基本模式（I 型为凸形曲线；II 型为对角线；III 型为凹形曲线）来反映种群存活情况，并通过指数方程式 $N_x = N_0 e^{-bx}$ 和幂函数式 $N_x = N_0 a x^{-b}$ 来验证相应的存活曲线类型。

(Silvertown J W, 1982)。

2.2.4 种群生存分析方法

按照冯士雍 (1983) 的方法, 结生存率函数 $S_{(t)}$ 、死亡密度函数 $f_{(t)}$ 、累计死亡率函数 $F_{(t)}$ 、危险率函数 $\lambda_{(t)}$ 进行讨论, 公式如下:

$$S_{(t)} = p_1 \cdot p_2 \cdot p_3 \Lambda p_t \quad (5)$$

$$f_{(t)} = \frac{S_{(t)} - S_{(t-1)}}{h_{(t)}} \quad (6)$$

$$F_{(t)} = 1 - S_{(t)} \quad (7)$$

$$\lambda_{(t)} = \frac{2(1 - s_{(t)})}{h_{(t)} \cdot (1 + s_{(t)})} \quad (8)$$

式中, P_t 代表存活率; $h_{(t)}$ 代表龄级宽度。

2.2.5 种群数量的时间序列预测

参考申仕康等 (2008)、薛瑶芹等 (2004) 的方法, 对鸭脚木种群数量的未来 3、6、9 个龄级时间序列预测。具体公式如下:

$$M_t = \frac{1}{n} \sum_{k=t-n+1}^t X_k \quad (9)$$

式中, n 代表所预测的未来时间年限; t 代表龄级; M_t 未来 n 年的 t 龄级的种群存活数; X_k 代表目前 k 龄级的种群存活数。

3. 结果与分析

3.1 鸭脚木种群年龄结构

对铜鼓岭自然保护区鸭脚木种群的胸径大小进行等级划分, 绘制出龄级结构图 (图 1)。样方内鸭脚木植株共 2814 株, 其中第 I 龄级株树最多, 共 1427 株, 占总数 41.4%; 第 II 龄级共 560 株, 占总株数的 16.2%; 第 III 龄级共 267 株, 占总株数的 9.5%; 龄级越高的鸭脚木, 个体数量越少, 第 IV 至第 VIII 龄级株数分别占总数的 7.7%、5.7%、3.7%、2.6%、1.6% 和 0.9%; 而第 IX 龄级至 XII 龄级总株树只占总数的 1.7%。可以看出铜鼓岭保护区鸭脚木种群幼龄级株数明显多于高龄级株数, 符合植物生长规律。其中 I 级、II 级共 1987 株, 占总体的 70.6%; III 级-IX 级 782 株, 占总体的 27.8%; X 级-XII 级 45 株, 占总体的仅为 1.6%。从第 II 龄级开始, 鸭脚木植株数量持续减少, 第 VIII-XII 龄级株树较为稀少, 总比仅有 2.6%。

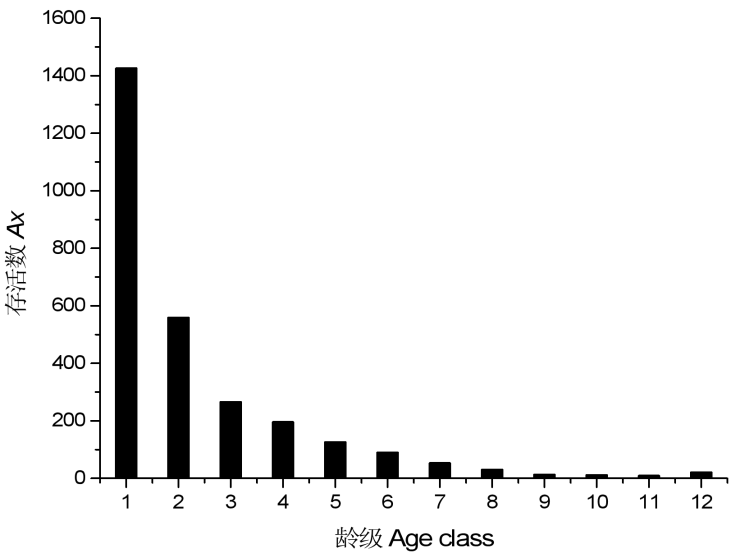


图 1 鸭脚木种群的年龄结构图

Fig. 1 Age structure of the population of *S. octophylla*

3.2 鸭脚木种群数量动态特征分析

对铜鼓岭自然保护区鸭脚木种群各相邻龄级间的个体数量动态变化进行分析，结果显示，各径级间个体数量变化动态指数 V_n 分别为 60.76%、52.32%、26.22%、35.53%、28.35%、40.66%、40.74%、56.25%、7.14%、23.08%、-54.55%，整个鸭脚木种群结构动态指数 $V_{pi}=030.685>0$ （不考虑外界环境干扰）；种群年龄结构动态指数 $V_{pi}'=0.236>0$ （受随机干扰时），表明种群属增长型且相对稳定。

表 1 鸭脚木种群龄级结构的动态变化指数

Table 1 Dynamic index of age structure of *S. octophylla* population

种群龄级结构动态指数	动态指数百分比
Dynamic index	Dynamic index value/%
V1	60.76
V2	52.32
V3	26.22
V4	35.53
V5	28.35
V6	40.66
V7	40.74
V8	56.25
V9	7.14
V10	23.08
V11	-54.55
V_{pi}	30.685
V_{pi}'	0.236

3.3 种群静态生命表与存活曲线分析

由表 2 和图 1 可知，随着龄级的增长，鸭脚木种群的存活个体数大致呈现单调递减趋势。鸭脚木种群个体数从第 II 龄级开始呈现出单调递减的趋势，从第 VII 龄级到第 XI 龄级，鸭脚木种群个体存活数总体呈下降趋势且个体存活数量少。但 XII 龄级的存活数又出现增长。另外，个体存活数和死亡率在第 I、II 龄级都处于小高峰值。

存活曲线是对生命表的反映，可以表示种群数量的变化过程并直观的表达种群个体在各龄级的存活过程。Peal(1923)最先提出了种群存活曲线。之后 Deevey(1947)将存活曲线划分为 3 种类型，分别是 I 型(又称 a 型)、II 型(又称 b 型)和 III 型(又称 c 型)。据 Deevey 的划分，鸭脚木存活曲线（图 2）接近对角线型，符合 Deevey-II 型，种群各径级的死亡率基本相接近且龄级结构趋于稳定型种群。由（表 2）可知，鸭脚木种群的第 II 龄级的幼树存活率最高且从该龄级开始存活率逐渐下降，从 XI 龄级开始呈现略有上升的态势。在整个鸭脚木的种群中，幼龄级的存活率显著高于老龄级的存活率，这与前面对静态生命表的分析结果相吻合。

表 2 鸭脚木种群静态生命表
Table 2 Static life table of the population of *S. octophylla*

龄级	实际存活数	标准化存活数	标准化存活数对数	死亡数	死亡率	寿命区间	总寿命	生命期望值	存活率	消失率
Age class	a_x	l_x	lnl_x	d_x	q_x	L_x	T_x	E_x	S_x	K_x
I	1427	2240	7.714	1361	0.608	1559.655	4418	1.972	0.392	0.935
II	560	879	6.779	460	0.523	649.137	2177	2.477	0.477	0.741
III	267	419	6.038	110	0.262	364.207	1717	4.097	0.738	0.304
IV	197	309	5.734	110	0.355	254.317	879	2.843	0.645	0.439
V	127	199	5.295	57	0.283	171.115	570	2.858	0.717	0.333
VI	91	143	4.962	58	0.407	113.815	108	0.758	0.593	0.522
VII	54	85	4.440	35	0.407	67.504	228	2.685	0.593	0.523
VIII	32	50	3.917	28	0.563	36.107	143	2.844	0.438	0.827
IX	14	22	3.090	2	0.071	21.193	93	4.214	0.929	0.074
X	13	20	3.016	5	0.231	18.053	71	3.462	0.769	0.262
XI	10	16	2.754	-19	-1.200	25.118	50	3.200	2.200	-0.788
XII	22	35	3.542	-	-	-	-	-	-	-

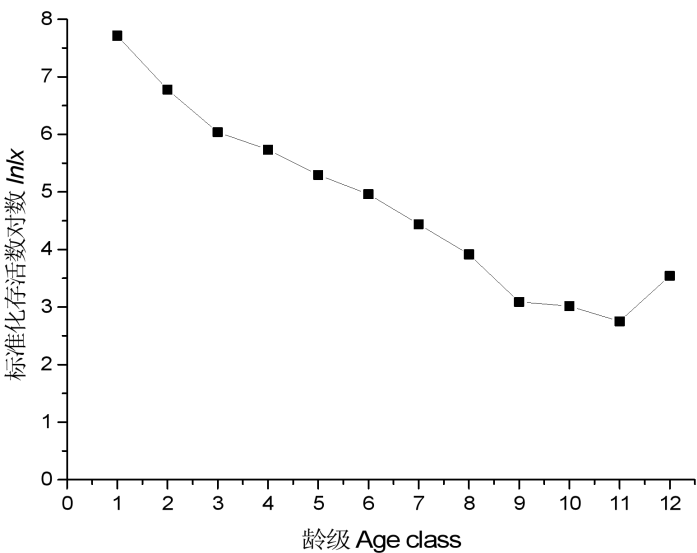


图 2 鸭脚木种群存活曲线
Fig. 2 Survival curve of the population of *S. octophylla*

3.4 种群生存分析

根据铜鼓岭自然保护区鸭脚木种群的 4 个生存函数值（表 3）绘制的曲线图（图 3）。可以看出，鸭脚木种群的生存函数曲线与累计死亡率曲线表现出轴对称，前者单调递减而后者与之相反，但两者变化幅度基本一致。鸭脚木种群生存函数曲线显示，第 I-V 龄级区间下降幅度较大， $S_{(i)}$ 指数由 2.240 下降到 0.143，

第 VI-XII 龄级区间便呈缓慢下降趋势。而鸭脚木种群累计死亡率在 I-V 龄级区间的增长的幅度较大， $F_{(i)}$ 指数从-1.240 上升 0.857，第 VI-XII 龄级区间则呈缓慢上升的趋势。总之，生存率和累计死亡率曲线呈现相互对应，相互互补的负相关关系，说明鸭脚木种群结构相对稳定。

表 3 鸭脚木种群四个生存函数值

Table 3 Estimated values of four survival function of *S. octophylla* population

龄级	死亡率	存活率	生存函数	累积死亡率	死亡密度	危险率函数
Age class	q_x	S_x	$S_{(i)}$	$F_{(i)}$	$f_{(i)}$	$\lambda_{(i)}$
I	0.608	0.392	0.879	0.121	0.4537	0.564
II	0.523	0.477	0.419	0.581	0.1533	0.515
III	0.262	0.738	0.309	0.691	0.0366	0.304
IV	0.355	0.645	0.199	0.801	0.0366	0.390
V	0.283	0.717	0.143	0.857	0.0188	0.324
VI	0.407	0.593	0.085	0.915	0.0194	0.432
VII	0.407	0.593	0.050	0.950	0.0115	0.433
VIII	0.563	0.438	0.022	0.978	0.0094	0.539
IX	0.071	0.929	0.020	0.980	0.0005	0.092
X	0.231	0.769	0.016	0.984	0.0016	0.272
XI	-1.200	2.200	0.035	0.965	-0.0063	-2.560
XII	-	-	-	-	-	-

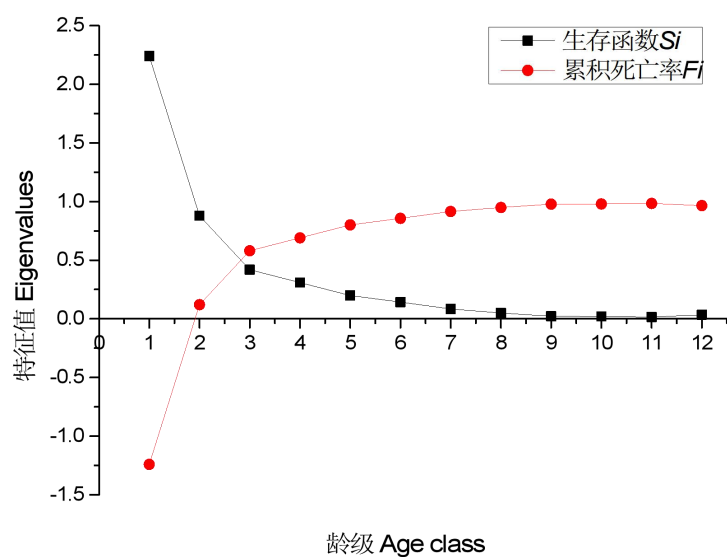


图 3 鸭脚木种群的生存率函数 $S_{(i)}$ 和累计死亡率函数 $F_{(i)}$ 曲线

Fig. 3 Survival function $S_{(i)}$ and cumulative mortality function $F_{(i)}$ curve of *S. octophylla* population

从铜鼓岭自然保护区鸭脚木种群的来看，该种群的死亡密度曲线和危险率曲线变化趋势大致相近，死亡密度曲线表现为先下降后平缓，但整体大致平稳，在第 I 龄级时出现峰值（图 4），其值为 $f_{(i)}=0.4537$ ，且各龄级 $f_{(i)}$ 值都小于 0.5，表明该种群的幼龄级死亡密度相对大龄级的高。从图 4 可以看出，鸭脚木危险率曲线整体表现出波浪式浮动现象。其中，危险率函数在 VIII-IX 龄级和 X-XI 龄级呈明显下降趋势，从 I-IX 龄级变化幅度缓慢，危险率曲线的高峰值出现在 I、VIII 龄级，其值分别为 0.564 和 0.539；危险率曲线的低估值出现在 IX、XI 龄级，其值分别为 0.092 和 -2.560。再次论证了前面静态生命表的分析结果。

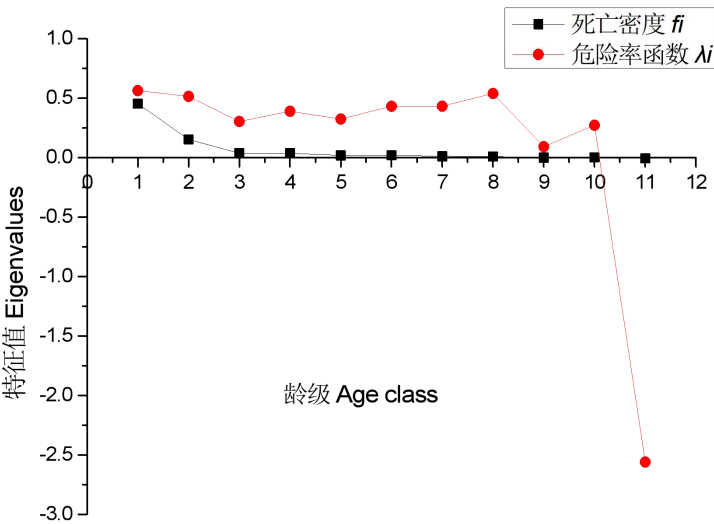


图 4 铜鼓岭自然保护区鸭脚木种群的死亡密度和危险率曲线

Fig. 4 Death density and risk rate curve of *S. octophylla* population in Tongguling Nature Reserve

3.5 时间序列预测分析

基于鸭脚木种群各龄级株数，按照一次平均推移法，预测出该种群各龄级在未来 3、6 和 9 年后的个体数。据表 4 结果显示，在未来 3、6、9 个龄级时间后的总体个体数呈现增加趋势，在经历未来 3 龄级后，除了第 VII 和 XII 龄级个体数量分别减少了 22.2 %、81.8 %。其他各龄级个体数均表现为增加。其中鸭脚木第 II 龄级在个体从 560 株增加到 875 株，个体数量增长了 56.3 %，鸭脚木第 III 龄级在经历未来 3 龄级时间后，个体数从原来的 267 株增加到 751 株，个体数量增加了 181.3 %。另外，鸭脚木 VI 龄级后各龄级在经历未来 6 龄级后，个体数量分别增加了 322 %、389 %、300 %、300 %、514.3 %、323.1 %、260 %和 9.1 %。鸭脚木第 IX 龄级后各龄级在经历未来 9 龄级后，个体数量分别增加了 1078.1 %、2100 %、1061.5 %、790 %和 181.8 %。

表 4 鸭脚木种群数量动态的时间序列预测

Table 4 Time sequence prediction in the quantitative dynamics of *S. octophylla* population

龄级 Age class	原始数据 Primary data	$M_3^{[1]}$	$M_6^{[1]}$	$M_9^{[1]}$
I	1427			
II	560	875		
III	267	751		
IV	197	341		
V	127	197	536	
VI	91	138	445	
VII	54	42	216	
VIII	32	59	128	377
IX	14	33	86	308
X	13	20	55	151
XI	10	12	36	89
XII	22	4	24	62

4. 讨论与结论

种群的年龄结构是反映种群动态信息的重要基础（王峥峰等，1998），利用植株的胸径大小来表达种群的年龄结构可以简化种群生态学的研究过程（金慧等，2017），而分析种群龄级结构是揭示种群生存状况和更新策略的重要途径之一。在森林群落中，乔木优势种的动态变化不仅能直接反映群落的演替状况，而且能够决定群落的构建和特征（Ni，2001）。本研究以海南文昌铜鼓岭滨海森林内主要优势种鸭脚木为研究对象，采用径级法对该种群进行龄级划分并编制种群静态生命表，结果显示鸭脚木种群总株数为 2814 株，其中幼树比例最高，占总体的 70.6 %；中树次之，占总体的 27.8 %；而大树仅占总体的 1.6 %，种群径级分布整体呈现倒 J 字型，由此可说明该种群幼苗资源丰富，更新状态较为理想。范玉龙等（2014）、戴文坛等（2017）在对热带常绿季雨林群落内优势种种群结构研究中，发现该群落内优势种幼苗个体数较多且径级分布呈现倒 J 字型分布。一个种群中的幼年个体数量相对老年个体数较多，则说明环境条件对该种群很有利，且种群正在发展之中（刘贵峰等，2014；李苑菱等，2017；郑振杰等，2018）。而大龄级树个体数量稀少，这除了受自然或人为因素的干扰，也与植物本身的生理代谢减退、对营养需求较高有着相应联系。但对于幼苗数量比例高，是由于土壤种子萌发率高？还是由植物所产生的种子数量多导致？仍需进一步研究探讨。基于前人惯用的径级法，本次研究还结合存活曲线、动态量化指数、生存函数及时间序列模型等方法，进一步深入分析种群动态特征，发现鸭脚木种群各径级的死亡率几乎相同且存活曲线接近对角线型，符合 Deevey-II 型曲线，该种群表现稳定增长趋势；整个鸭脚木种群大小级结构动态指数（不考虑外界的环境干扰） $V_{pi}=0.30.685>0$ ，种群年龄结构动态指数（受随机干扰） $V_{pi}'=0.236>0$ ，可见该区生境有利于鸭脚木种群的生长，也进一步表明该种群属于增长并趋于稳定型；但鸭脚木种群第 XI 龄级的动态指数值小于 0，说明该龄级的个体数量低于相邻龄级个体数，且呈现出衰退的结构动态关系； V_{pi} 的正值为 30.685，也反映出鸭脚木种群具有在非完全随机干扰下的增长潜力，对外界环境干扰做出的反映较为敏感且能很好地适应该区的生长环境，形成了良好的生存策略，这与张萱蓉（2016）、常文峰（2018）等对森林群落优势种的量化分析中，得到相类似的结果。

种群的年龄结构不仅能反映了种群与环境之间的相互关系，还能表现其在群落中的地位和作用，Coomes 和 Allen（2007）认为若树木死亡主要是由竞争所驱动，则小径级树木死亡率相较于大径级树木的高；张兴旺等（2011）在研究安徽琅琊山青檀种群结构中表明，由于林内光照条件较差，加上与同层植物生存竞争激烈，而导致青檀幼苗数量减少；周赛霞等（2019）对庐山黄山松种群动态研究中发现，该种群在第 4-9 龄级保持稳定，是由于植株对环境的选择达到一定高度后受到较小的竞争所致；李娟（2019）认为植物从幼龄阶段到中期阶段，种群生长发育受限可能是其自身生理机制造成的；等等。本研究也与前人的研究得到相似的结果，据存活曲线分析发现该区鸭脚木种群前期出现种内和种间竞争，致使存活个体数从第 II 龄级开始逐渐递减。而由于种群随着年龄的增长，其生理功能衰退而对环境的要求变高，加之人为因素的干扰，导致大龄级鸭脚木存活数相对偏少，这符合 Mueller（2005）和 Nepstad et al（2007）认为大树死亡率高是由于繁殖消耗和自然衰老所导致的观点。但鸭脚木种群存活数在第 12 龄级又出现增长，可以解释为后期经种内竞争及自然筛选后留下的成年树对环境的生存适应能力逐渐变强使得存活个体数又出现增长趋势。虽然鸭脚木种群幼树存活个体数颇多，但在低龄级阶段其生长和竞争能力都较弱，环境适应能力也较差，故该种群个体存活数和死亡率均在第 I、II 龄级出现了峰值。此外，鸭脚木种群的生存函数曲线和累积死亡率曲线变化近轴对称，而死亡密度、危险率曲线变化幅度整体上较为平缓，基本趋近稳定，其动态变化特点表现为：前期衰退-中期增长-后期趋于稳定。总体而言，该文种群的径级结构、数量动态和生存函数的研究结果均一致：鸭脚木种群前期由于幼树自身抗性弱及生存竞争激烈而出现高死亡率，发展到中期便具备一定竞争和适应能力，而后期种群为了获得更好的环境资源便保留了相对稳定的老树个体数。韩路（2014）、常文峰（2018）、赵阳（2018）等对种群结构分析时，发现对于增长型种群，时间序列模型预测未来个体数量基本呈现增长趋势。本研究也得到了相同结果：在未来的 3、6、9 年内，鸭脚木种群各龄级的个体数整体呈增加趋势，且随着龄级的增加，对应的龄级个体数量也随之增加且幅度越大，充分反映出铜鼓岭自然保护区的鸭脚木种群低龄树个体数量较多，可以及时地补充各龄级个体自然死亡产生的损失，同时也说明未来该林区的鸭脚木中龄林对往后龄级个体的更新将持续保持在一个较好的水平。即便如此，为保证该区鸭脚木种群持续稳定的发展，应不断保持和加强对保护区生境的有效保护。

综上所述，现阶段该保护区内的生境条件有利于鸭脚木种群的生长，种群自我更新能力强，生存质量

较高且正处于稳定发展阶段，未来仍将会是该区域森林群落的优势种。因此，鸭脚木作为海南铜鼓岭滨海森林的主要优势种，对铜鼓岭自然保护区滨海森林群落的构建与恢复起着重要作用，通过研究优势种种群结构不仅能够反映种群存活现状、未来发展动态和演替趋势，还能表现植物与生境的适合度，为保护区内其他种群生态学研究提供基础研究资料，且对进一步了解我国热带次生林植物演替规律及维持生物多样性有着重要意义。

参考文献

- CHE XF, YUE P, YANG XB, et al., 2007. Structural characteristics of tropical evergreen monsoon elfin forest in Tongguling national nature reserve[J]. J Fujian For Sci Technol, (3): 87-91+144.[车秀芬, 岳平, 杨小波, 等, 2007. 铜鼓岭自然保护区热带常绿季雨矮林的群落结构特征[J]. 福建林业科技, (3): 87-91+144.]
- DHARMALINGAM M, MASON J, CAMPBELL, et al., 2017. The effect of altitude, patch size and disturbance on species richness and density of lianas in montane forest patches[J]. Acta Oecol, 83.
- GUO XY, ZHANG HY, WANG YQ, et al., 2015, Mapping and Assessing Typhoon-induced Forest Disturbance in Changbai Mountain National Nature Reserve Using Time Series Landsat Imagery[J]. J MT SCI-ENGL, 12(2):404-416.
- HUANG XT, YIN H, HUANG QJ, et al., 2018. Characteristics of population structure and community species diversity of an extremely small population of protected *phyllitis scolopendrium*[J]. Acta Ecolo Sin, 38(7): 2481-2492.[黄祥童, 尹航, 黄启键, 等, 2018. 极小种群野生植物对开蕨种群结构特征和群落物种多样性[J]. 生态学报, 38 (7): 2481-2492.]
- JI Y, CAO MY, BAI CF, et al., 2019. Population structure and dynamics of *Alsophila Spinulosa* in mount Emei[J]. Acta Bot Boreal-Occident Sin, 39(3): 543-551.[吉也, 曹孟岩, 白楚锋, 等, 2019. 峨眉山桫欏种群结构与动态特征[J]. 西北植物学报, 39(3): 543-551.]
- JIANG YH, XIANG WH, HE YH, et al., 2017. Population quantitative characteristics and dynamics of *Horsfieldia hainanensis*, a rare and extremely small population plant[J]. J Cent S Univ For Technol, 37(8): 66-71+80.[蒋迎红, 项文化, 何应会, 等, 2017. 极小种群海南风吹楠种群的数量特征及动态[J]. 中南林业科技大学学报, 37(8): 66-71+80.]
- JIANG ZM, HE ZS, SU H, et al., 2018. Population structure and dynamic characteristics of endangered *Syringa pinnatifolia* Hemsl[J]. Acta Ecolo Sin, 38(7): 2471-2480.[姜在民, 和子森, 宿昊, 等, 2018. 濒危植物羽叶丁香种群结构与动态特征[J]. 生态学报, 38(7): 2471-2480.]
- JOANNE C, WHITE, MICHAEL AW, et al., 2017. A nationwide annual characterization of 25 years of forest disturbance and recovery for Canada using Landsat time series[J]. Remote Sens Environ, 194.
- LI D, ZHANG XR, YANG XB, et al., 2016. Exploration of the protective effect on endangered plant populations inside the nature reserve—a case study of *vatica mangachapoi* in Changjiang, Hainan[J]. Forest Resour Manage, (1): 118-125. [李丹, 张萱蓉, 杨小波, 等, 2016. 自然保护区对濒危植物种群的保护效果探索——以海南昌江县青梅种群为例[J]. 林业资源管理, (1): 118-125.]
- LI GH, ZHANG SK, YE YX, et al., 2018, Species diversity and dominate population dynamics of three *Schefflera heptaphylla* communities in Dongguan[J]. For Environ Sci, 34(3): 65-72.[李果惠, 张尚坤, 叶耀雄,

等, 2018. 东莞银瓶山森林公园鹅掌柴群落物种多样性和优势种种群动态[J]. 林业与环境科学, 34(3): 65-72.]

LI WY , LI X , GAN XH .2018. Population structure and dynamics of endangered plant *tetracentron sinense*[J], Subtrop Plant Sci, 47(3): 222-228. [李文英, 李欣, 甘小洪.2018. 濒危植物水青树的种群结构与数量动态[J]. 亚热带植物科学, 47(3): 222-228.]

LI XK , SU ZM , XIANG WS, et al., 2002. Study on the structure and spatial pattern of the endangered plant population of *abies yuanbaoshanensis*[J]. Acta Ecolo Sin, (12): 2246-2253.[李先琨, 苏宗明, 向悟生, 等, 2002. 濒危植物元宝山冷杉种群结构与分布格局[J]. 生态学报, (12): 2246-2253.]

LI XL , SUN ZY , LI JY, et al., 2018. Population structure and dynamic change of endangered plant *Camellia azalea*[J]. J Plant Resour and Environ, 27(2): 17-23.[李辛雷, 孙振元, 李纪元, 等, 2018. 濒危植物杜鹃红山茶种群结构和动态变化[J]. 植物资源与环境学报, 27(2): 17-23.]

LIU Y , WANG YR , HOU GW, et al., 2018. nalysis of natural population dynamics of *davidia involucrata* in bayuelin nature reserve[J], J Sichuan For Sci Technol, 39(1): 87-90. [刘燕, 王延茹, 侯广维, 等, 2018. 八月林自然保护区珙桐天然种群动态分析[J]. 四川林业科技, 39(1): 87-90.]

LONG C , YANG XB , LONG WX , et al., 2015. Population structure and spatial patterns of five *syzygium* species in tropical evergreen monsoon elfin forest, Tongguling[J]. Sci Silv Sin, 51(2): 18-27. [龙成, 杨小波, 龙文兴, 等, 2015. 铜鼓岭热带常绿季雨矮林 5 种蒲桃属植物的种群结构及空间格局[J]. 林业科学, 51(2): 18-27.]

N. GAHUNGU, B. CHOW, S. TEWARI, , et al., 2019. Quantified coronary plaque characteristics between caucasians and morise score-matched south asian populations[J]. J HEART LUNG CIRCULATION, 28.

PATEL N, VERCHININA L, WICHOREK M, et al., 2019. Identification of population characteristics through implementation of the comprehensive diabetic retinopathy program.[J]. EXP CLIN ENDOCRINOL DIABETES, 5.

PENG C , LIU GL , FAN SH , et al., 2018. Population dynamics of natural regeneration of rattan in secondary lowland rain forest in Hainan Island, southern China[J]. J Beijing For Univ, 40(10): 86-94.[彭超, 刘广路, 范少辉, 等, 2018. 海南岛次生低地雨林天然更新棕榈藤种群动态[J]. 北京林业大学学报, 40(10): 86-94.]

SHEN SK , MA HY , WANG YH, et al., 2008. The structure and dynamics of natural population of the endangered plant *Euryodendron excelsum* H.T.Chang[J]. Acta Ecolo Sin, (5): 2404-2412.[申仕康, 马海英, 王跃华, 等, 2008. 濒危植物猪血木(*Euryodendron excelsum* H.T.Chang)自然种群结构及动态[J]. 生态学报, (5): 2404-2412.]

TAO C , YANG XB , WAN CH, et al., 2015. Decomposition characteristics of leaf litter of forests at two different

- succession stages in tongguling nature reserve, Hainan[J]. J Trop Biol, 6(1): 69-77. [陶楚, 杨小波, 万春红, 等, 2015. 海南铜鼓岭保护区 2 个不同演替阶段森林凋落叶的分解特性[J]. 热带生物学报, 6(1): 69-77.]
- WANG LL, WANG L, ZHANG LF, et al., 2015. Structure and dynamic characteristics of *Gymnocarpus przewalskii* in different habitats[J]. Chin J Plant Ecol, 39(10): 980-989.[王立龙, 王亮, 张丽芳, 等, 2015. 不同生境下濒危植物裸果木种群结构及动态特征[J]. 植物生态学报, 39(10): 980-989.]
- WANG P, GOU ZH, NONG SQ, et al., 2018. Interspecific association of *Schefflera octophylla* secondary forest communities in the central part of Hainan[J]. J Trop Biol, 9(4): 409-417.[王牌, 苟志辉, 农寿千, 等, 2018. 海南中部丘陵区鸭脚木次生林群落种间的关联性[J]. 热带生物学报, 9(4): 409-417.]
- XIE CP, WU CH, FU G, et al., 2019. Population structure characteristics and dynamics of *cycas hainanensis* in wuzhi mountains, Hainan province[J]. J Cent S Univ For Technol, 39(1): 77-85.[谢春平, 吴昌魁, 付桂, 等, 2019. 五指山地区海南苏铁种群结构特征与动态[J]. 中南林业科技大学学报, 39(1): 77-85.]
- XU BK, XU XG, LI Y, et al., 2019. Interspecific association analysis of *castanopsis eyrei* community in evergreenbroad-leaved forests in Huangshan, Anhui Province,[J]. J Nanjing For Univ(Nat Sci Ed), 43(4): 77-84. [许宝坤, 许晓岗, 李垚, 等, 2019. 黄山常绿阔叶林甜槠群落优势种种间关联分析[J]. 南京林业大学学报(自然科学版), 43(4): 77-84.]
- XU H, LIU YH. 2019. The population structure, dynamics features and protection strategy of *acer catalpifolium* extremelysmall population[J]. J Nanjing For Univ(Nat Sci Ed), 43(2): 47-54.[许恒, 刘艳红.2019. 极小种群梓叶槭种群结构及动态特征[J]. 南京林业大学学报(自然科学版), 43(2): 47-54.]
- YANG LR, ZHANG ZL, YUN Y, et al., 2018. The population structure and dynamics of *dracaena cambodiana*, an endangered tree on Hainan Island[J].Acta Ecolo Sin, 38(8): 2802-2815.[杨立荣, 张治礼, 云勇, 等, 2018. 濒危植物海南龙血树的种群结构与动态[J]. 生态学报, 38(8): 2802-2815.]
- YANG Q, ZHOU J, TAO C, et al., 2014. Comparative study on interspecific association in tropical evergreen monsoon elfin forest at two successional stages in Tongguling of Hainan Island[J]. Chin Agric Sci Bull, 30(22): 8-15.[杨琦, 周婧, 陶楚, 等, 2014. 海南岛铜鼓岭热带常绿季雨矮林 2 个演替阶段的种间联结性对比研究[J]. 中国农学通报, 30(22): 8-15.]
- YANG XB, LONG WX, ZHOU W, et al., 2013. Investigation of the medicinal plants in the tongguling nature reserve of Hainan[J]. Guangdong Agric Sci, 40(10): 17-20.[杨小波, 龙文兴, 周威, 等, 2013. 海南铜鼓岭国家自然保护区药用植物调查研究[J]. 广东农业科学, 40(10): 17-20.]
- YAO L, AI XR, Yi YM, et al., 2017. Structure and dynamics of dominant populations in the mixed forest of subtropical evergreen and deciduous broad-leaved tree species in the southwest of Hubei Province[J]. Sci Silv Sin, 53(2): 10-18. [姚兰, 艾训儒, 易咏梅, 等, 2017. 鄂西南亚热带常绿落叶阔叶混交林优势种群的结构

与动态特征[J]. 林业科学, 53(2): 10-18.]

- YU Q , XIE ZQ , XIONG GM , *et al* . 2008. Community characteristics and population structure of dominant species of abies fargesii forests in shennongjia national nature reserve[J]. Acta Ecol Sin, 28(5): 1931-1941.[于倩, 谢宗强, 熊高明, 等. 2008. 神农架巴山冷杉 (*Abies fargesii*) 林群落特征及其优势种群结构[J]. 生态学报, 28 (5): 1931-1941.]
- ZHANG KH , LIANG YN , YANG JW, *et al.* , 2009. Structure and spatial patterns of dominant populations in the conifer and broadleaf mixed forest in middle-lower reaches of Xijiang River[J]. For Environ Sci, 25(4): 1-6.[张坤洪, 梁远楠, 杨俊伟, 等. 2009. 西江中下游针阔混交林优势种群的结构及分布格局研究[J]. 广东林业科技, 25(4): 1-6.]
- ZHANG XR , LL D , YANG XB, *et al.* , 2017. Structure and dynamic characteristics of wild longan population in Dongfang City, Hainan[J]. Guihaia, 37(4): 417-425. [张萱蓉, 李丹, 杨小波, 等. 2017. 海南省东方市野生龙眼种群动态特征研究[J]. 广西植物, 37(4): 417-425.]
- ZHOU WS , FENG DD , LL DH, *et al.* , 2014. Population dynamics of endangered medicinal plants in changjiang county[J], Hainan J Trop Biol. 5(4): 392-399. [周文嵩, 冯丹丹, 李东海, 等. 2014. 海南昌江县濒危药用植物的种群动态[J]. 热带生物学报, 5(4): 392-399.]